Труды Зоологического института РАН
Том 321, № 1, 2017, с. 10–18



УДК 574.5

ОСОБЕННОСТИ ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ОЗЕРАХ ВАЛААМСКОГО АРХИПЕЛАГА

Е.Ю. Воякина

ФГБУН Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН, Корпусная, 18, 197110, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: katerina.voyakina@gmail.com

РЕЗЮМЕ

В работе рассматриваются особенности продукционно-деструкционных процессов в малых озерах Валаамского архипелага. Работа проводилась на 11 малых озерах, сохраняющих естественный режим функционирования. Озера различаются по происхождению, морфометрическим и гидрохимическим параметрам. Для исследованных озер характерны высокие концентрации биогенных элементов, особенно в придонных горизонтах. Структура фитопланктона существенно варьировала от озера к озеру. В фитопланктоне озер Валаамского архипелага были обнаружены 306 таксонов рангом ниже рода. По числу видов на всех участках акватории Валаамского архипелага превалировали цианопрокариоты, зеленые, диатомовые и эвгленовые водоросли. Озера Валаамского архипелага различались по видовому составу, соотношению таксономических групп и уровню вегетации фитопланктона. Численность фитопланктона варьировала от 0.1 до 676.6 млн. кл/л, биомасса – от 0.1 до 105.2 мг/л. Для всех озер Валаамского архипелага были выявлены широкие диапазоны как скорости фотосинтеза (от 0.0 до 4.3 мгO_2/л сут), так и деструкции (от 0.0 до 4.2 мг O_2/л сут). Высокие значения $A_{макс}$ были характерны для озер Игуменское, Лещевое, Крестовое и Витальевское, низкие – в озерах Симняховское, Антониевское и Никоновское. Среднемноголетние значения $A_{макс}$ (1.14±0.08 мгO_2/л сут) и максимальной деструкции (1.19±0.07 мгO_2/л сут) для всех озер были высокими. В большинстве случаев (90%) максимальные скорости фотосинтеза приходились на слой воды от поверхности до одной прозрачности. Впервые приводятся данные по содержанию хлорофилла *a* в малых озерах Валаамского архипелага. Показано, что большинство озер относится к мезотрофным водоемам с чертами эвтрофии (ИТС 50–68).

Ключевые слова: Валаамский архипелаг, деструкция планктона, малые озера, первичная продукция, трофический статус, фитопланктон, хлорофилл *a*

THE FEATURES OF PRODUCTION PROCESSES IN THE LAKES OF THE VALAAM ARCHIPELAGO

E.Yu. Voyakina

Saint Petersburg Scientific Research Center of Ecological Safety RAS, Korpusnaya str. 18, 197110, Saint-Petersburg, Russia

ABSTRACT

The paper reports the characteristics of primary production and destruction processes in small lakes of the Valaam archipelago. The study was carried out on 11 small lakes where the natural regime of functioning is preserved. Studied lakes have different origins, morphometric and hydrochemical parameters. Investigated lakes were characterized by high concentrations of nutrients, especially in the bottom layers. Structure of phytoplankton community differed between lakes. In total, 306 species of phytoplankton had been found in the lakes of the Valaam archipelago. The highest species richness was registered for green algae, diatoms, euglenids and cyanoprokaryota.

The lakes of the Valaam archipelago differed in species composition, ratio of taxonomic groups, phytoplankton abundance and biomass. Abundance of phytoplankton and biomass varied from 0.1 to 676.6 million cells/l and from 0.1 to 105.2 mg/ l, accordingly.A wide range of photosynthetic rate (from 0.0 to 4.3 mg O_2/ l day and destruction (from 0.0 to 4.2 mg O_2/l day) had been shown for all studied lakes. High values of the maximum primary production (A_{max}) were typical for Igumenskoe, Leschevoe, Krestovoe and Vitalevskoe Lakes, low values were recorded in lakes Simnyahovskoe, Antonievskoe and Nikonovskoe. Mean values A_{max} (1.14±0.08 mgO_2/l day) and maximum destruction R_{max} (1.19±0.07 mgO_2/l day) were high in all the lakes. In most cases (90%), the maximum photosynthesis rate was registered in the water layer from a surface down to a lower border of the Secchi depth. Data on chlorophyll *a* content in small lakes of the Valaam archipelago are provided for the first time. It was shown that most of the lakes are mesotrophic with signs of eutrophia (TSI 50–68).

Key words: Valaam archipelago, destruction processes, small lakes, primary production, trophic state, phytoplankton, chlorophyll *a*

ВВЕДЕНИЕ

Структурные и продукционные показатели фитопланктона широко используются для индикации состояния водных экосистем. Процессы продукции и деструкции органического вещества тесно связаны между собой, в тоже время интенсивность продукции и деструкции зависят от разных факторов. Если скорость фотосинтеза зависит от интенсивности солнечной радиации, количества биогенных элементов и, в меньшей степени, от температуры, то интенсивность деструкции – от количества организмов, ее осуществляющих, от температуры воды и, самое главное, от содержания растворенного и взвешенного органического вещества (Винберг [Winberg] 1960; Гутельмахер [Gutelmakher] 1986; Изместьева и др. [Izmestieva et al.] 1992).

Звеном, связующим процессы продукции и деструкции, является именно органическое вещество. Создаваясь в водной экосистеме, оно служит субстратом для развития бактерий (Гутельмахер [Gutelmakher] 1986; Изместьева и др. [Izmestieva et al.] 1992; Iturriaga and Hoppe 1977; Cole et al. 1982; Padan and Cohen 1982). Как отмечают многие исследователи, состав органического вещества и скорость его продуцирования имеют свою специфику в водоемах гумидной зоны, к которым и относятся озера о. Валаам (Бульон [Boulion] 1993; Китаев [Kitaev] 1984; Levis and Dillon 1997; Stewart and Wetzel 1980).

Данные по первичной продукции широко используют для оценки трофического статуса водоема, степени эвтрофирования и качества природных вод (Винберг [Winberg] 1960; Алимов [Alimov] 1989). Валаамский архипелаг расположен в северной глубоководной зоне Ладожского озера, наименее подверженной влиянию вод притоков. Работа проводилась на 11 малых озерах Валаамского архипелага, сохраняющих естественный режим функционирования. Озера различаются по морфометрическим и гидрохимическим параметрам. Площади исследованных озер варьировали от 0.3 до 80.5 га, максимальные глубины – от 1.7 до 19.0 м. Два самых крупных водоема системы (оз. Сисяярви и оз. Лещевое) связаны с Ладожским и являются слабопроточными. Остальные водоемы имеют искусственные дренажные канавы, предназначенные для спуска лишней воды во время весеннего половодья. Их уровень воды находится на отметке 8 м, что на 3 м превышает уровень Ладожского озера.

Целью данной работы было проанализировать особенности продукционно – деструкционных процессов в разнотипных озерах Валаамского архипелага с 1998 по 2014 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использован материал, собранный с июня по сентябрь в 1998–2014 гг. на малых озерах Валаамского архипелага. Первичную продукцию и деструкцию определяли параллельно отбору проб фитопланктона ежемесячно. Измерения проводили непосредственно в водоеме на мониторинговых станциях с максимальной глубиной. Кислородные склянки экспонировали от поверхности до дна на горизонтах прозрачности в течение 24 ч (Бульон [Boulion] 1987). Интегральные пробы фитопланктона отбирали

батометром через 0.5–1.0 м в зависимости от глубины станции, фиксировали раствором Люголя, концентрировали отстойным методом, просчитывали в камере Нажотта. Параллельно отбору проб проводили исследования основных лимнологических параметров. Определение гидрохимических параметров, в том числе биогенных элементов, проводили общепринятыми методами (Алекин и др. [Alekin et al.] 1973, Руководство по химическому анализу... [Guidelines for chemical analysis...] 1977).

Индекс трофического состояния (ИТС) был рассчитан по скорости фотосинтеза на глубине оптимального фотосинтеза (А) (Бульон [Boulion] 1987).

Для исследования фотосинтетических пигментов, начатого в 2011 г., использовали стандартный спектрофотометрический метод. Концентрацию хлорофилла *а* (Хл а) рассчитывали по соответствующим формулам (Lorenzen 1967; Jeffrey and Humphrey 1975).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Гидрохимические показатели

Для всех озер Валаамского архипелага был выявлен широкий диапазон ряда лимнологических параметров, таких как прозрачность, активная реакция среды, содержание общего органического вещества. Максимальные градиенты были отмечены для pH (4.0–8.6) и цветности (40–296°Pt-Co). Для большинства озер характерны низкие значения электропроводности (Табл. 1).

Среди биогенных элементов наибольшие диапазоны значений были отмечены для минерального фосфора (0.001–1.524 мг/л, среднее значение – 0.045 мг/л) и аммонийного азота (0.24–10.62 мг/л, среднее значение – 1.42 мг/л). Максимальные значения этих показателей наблюдали в придонных слоях стратифицированных озер с устойчивым гиполимнионом в течение всего года (Воякина [Voyakina] 2012).

Фитопланктон

Несмотря на то, что большинство озер имеет сходный трофический статус, структура фитопланктона существенно варьировала от озера к озеру. В фитопланктоне озер Валаамского архипелага были обнаружены 306 видов, разновидностей и форм водорослей, принадлежащих к 9 отделам, из них Cyanoprokaryota – 36, Raphidophyta – 1, Cryptophyta – 11, Dinophyta – 10, Chrysophyta – 30, Bacillariophyta – 72, Xanthophyta – 5, Euglenophyta – 54, Chlorophyta – 87. По числу видов на всех участках акватории Валаамского архипелага превалировали зеленые (31%), диатомовые (22%), эвгленовые (18%) водоросли и цианопрокариоты (11%).

В водоемах архипелага отмечено высокое видовое богатство зеленых и диатомовых водорослей, что характерно для большинства озер северо-запада России. Зеленые водоросли были наиболее разнообразны в озерах Игуменское, Лещевое и Крестовое. Максимальное разнообразие диатомовых наблюдалось в Витальевском, Германовском и Оссиевом озерах. В то же время, высокое видовое богатство Euglenophyta, установленное в целом для водной системы Валаамского архипелага, нетипично для данного региона. Наибольшее число видов эвгленовых водорослей было обнаружено в малых гумифицированных озерах архипелага. Общее число видов водорослей в разных озерах варьировало от 70 (оз. Симняховское) до 185 (оз. Сисярви) (Воякина [Voyakina] 2007).

Озера Валаамского архипелага различались по видовому составу, соотношению таксономических групп и уровню вегетации фитопланктона. Численность фитопланктона варьировала от 0.1 до 676.6 млн. кл/л, биомасса – от 0.1 до 105.2 мг/л. В большинстве озер по численности доминировали цианопрокариоты, а по биомассе – рафидофитовые водоросли. Для хода сезонной динамики фитопланктона в озерах была отмечена значительная межгодовая вариабельность. Чаще всего наблюдались один–два пика вегетации водорослей в июне (июле) и (или) в сентябре. В состав видов-доминант входили *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Born. et Flah., *Limnothrix planctonica* (Wolosz.) Meffert., *Planktolyngbya limnetica* (Lemmerm.) Komarek.-Legn. & Cronberg, *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing.

Для ацидных полигумусных озер Германовское и Симняховское типичен один летний пик вегетации водорослей за счет доминирования видов хлорококковых, вольвоксовых и улотриксовых водорослей (Воякина [Voyakina] 2007, 2012).

Таблица 1. Лимнологические параметры озер Валаамского архипелага, 1998–2014 гг.
Table 1. Limnological parameters in the lakes of the Valaam archipelago, 1998–2014.

Озеро Lake	S, км^2 S, km^2	$h_{макс}$, м h_{max}, m	SD, м SD, m	pH pH	Электропроводность, мкСм/см Conductivity, µS/cm	Цветность, °Pt–Co Color, °Pt–Co	ПО, мгО/л MOD,mgO/l
Сисяярви Sisjarvi	0.805	19.0	2.0–4.6	6.9–8.5	63–128	40–60	10.8–16.7
Игуменское Igumenskoe	0.022	8.0	1.2–2.8	6.5–7.5	28–52	55–90	11.8–28.6
Черное Chernoe	0.008	8.5	1.4–2.6	6.4–7.5	29–52	60–90	8.0–28.2
Оссиево Ossievo	0.003	2.1	0.9–1.4	5.6–7.1	48–58	60–110	7.0–26.9
Лещевое Leschevoe	0.240	7.5	0.5–1.7	6.4–8.2	44–56	55–94	16.0–47.6
Крестовое Krestovoe	0.014	2.1	0.7–1.7	7.3–8.6	32–50	80–212	29.1–53.5
Антониевское Antonievskoe	0.028	3.5	0.5–1.7	5.5–7.5	23–34	150–275	22.0–58.2
Симняховское Simnyakhovskoe	0.019	2.1	0.3–1.2	5.2–6.5	26–33	97–172	24.3–45.4
Витальевское Vitalievskoe	0.005	1.7	0.5–1.1	6.2–7.1	36–63	130–223	21.1–44.0
Никоновское Nikonovskoe	0.011	4.0	0.3–1.2	5.8–7.6	55–63	90–260	20.1–42.9
Германовское Germanovskoe	0.010	3.5	0.4–1.1	4.0–5.9	30–36	92–296	17.4–42.5

Первичная продукция и деструкция

Для всех озер Валаамского архипелага были выявлены широкие диапазоны как скорости фотосинтеза (от 0.0 до 4.3 мгO_2/л сут), так и показателей деструкции (от 0.0 до 4.2 мгO_2/л сут). Максимальные значения продукции ($A_{макс}$) были характерны для озер Игуменское (4.3 мгO_2/л сут), Лещевое (3.5 мгO_2 /л сут), Крестовое (4.2 мгO_2/л сут) и Витальевское (3.2 мгO_2/л сут), минимальные – в озерах Симняховское, Антониевское и Никоновское. Среднемноголетние значения $A_{макс}$ (1.14±0.08 мгO_2/л сут) и максимальной деструкции ($R_{макс}$) (1.19±0.07 мгO_2/л сут) для всех озер были высокими.

При анализе данных, полученных за период исследования для водоемов Валаамского архипелага, показано, что в большинстве озер для процесса новообразования органического вещества характерна значительная межгодовая динамика.

В тоже время можно выделить озера, отличающиеся стабильностью продукционных процессов. К таким озерам можно отнести оз. Германовское, Сисяярви, Игуменское. Для озер Никоновское (0.86–2.05 мгO_2/л сут), Крестовое (0.48–2.21 мгO_2/л сут), Витальевское (0.51–2.17 мгO_2/л сут) межгодовые отличия продукции были наиболее заметны.

По среднегодовым значениям за весь период исследования выделились озера с высокой скоростью фотосинтеза – озера Лещевое, Никоновское и Оссиево (Рис. 1). В целом за период исследования максимальные значения первичной продукции были характерны для оз. Оссиево (1.8 мгO_2/л сут).

В среднем за период исследования минимальные значения деструкции наблюдали в оз. Германовское, максимальные – в оз. Витальевское (Рис. 2). Ярко выраженная межгодовая динамика деструкционных процессов была характерна для озер Симняховское, Игуменское и Лещевое.

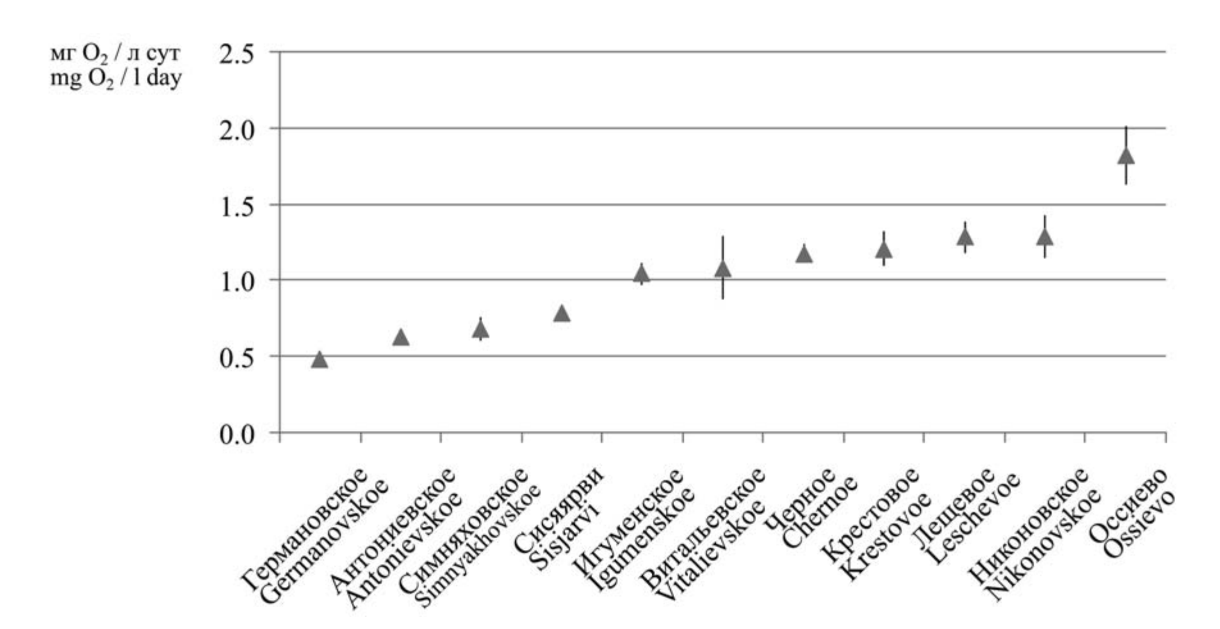


Рис. 1. Средние значения максимальной первичной продукции ($A_{макс}$) в озерах Валаамского архипелага.
Fig. 1. Average values of the maximum primary production (A_{max}) in the lakes of the Valaam archipelago.

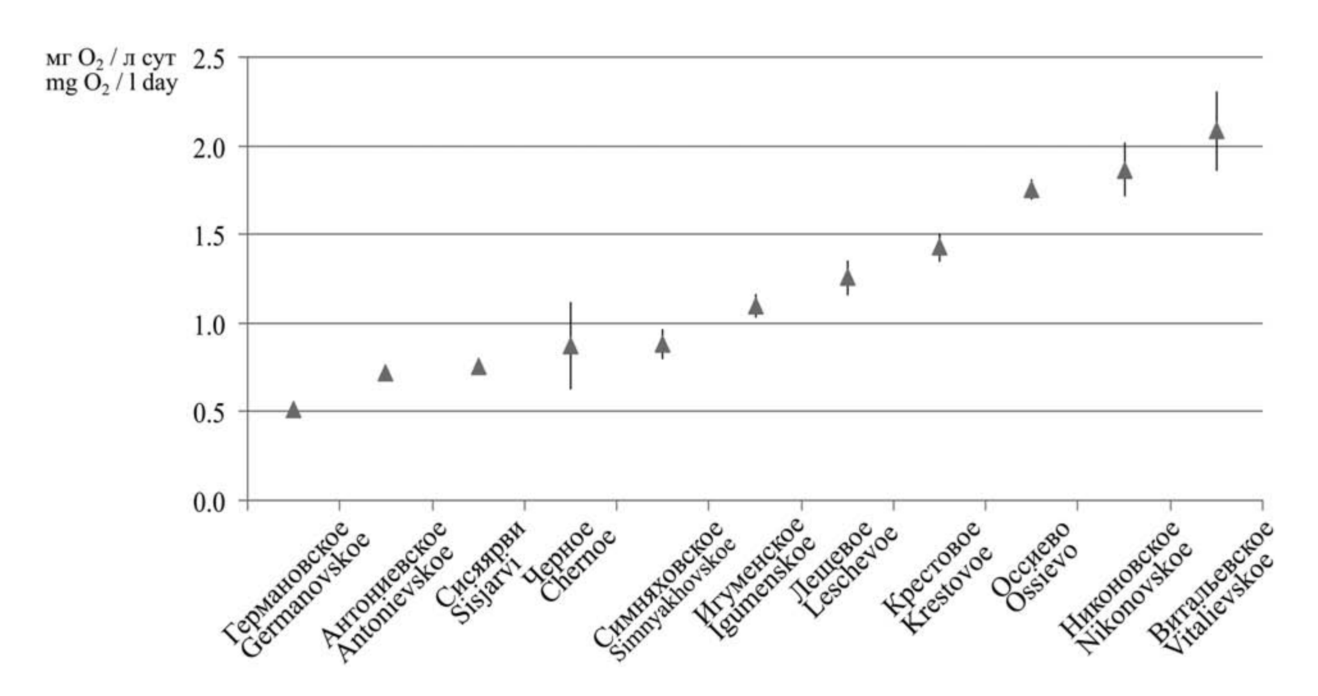


Рис. 2. Средние значения максимальной деструкции ($R_{макс}$) в озерах Валаамского архипелага.
Fig. 2. Average values of the maximum destruction (R_{max}) in the lakes of the Valaam archipelago.

Озера Германовское, Антониевское, Сисяярви отличались стабильностью деструкции, разница между годами была несущественна.

В большинстве случаев (90%) максимальные скорости фотосинтеза приходились на слой воды от поверхности до одной прозрачности, в тоже время в ряде случаев фотосинтез прослеживался до дна. Интенсивнее всего процессы деструкции происходили в слое от поверхности до двух прозрачностей (84%), что в большинстве исследованных озер соответствует слою воды до 2 м (Воякина [Voyakina] 2007).

Был проведен анализ влияния термической стратификации на продукционные процессы. Были получены достоверные корреляции между скоростью фотосинтеза и объемом гиполимниона (r=–0.7, n=640). Наиболее высокие значения $A_{макс}$, как в течение сезона, так и по годам были характерны для озер с отсутствием термической стратификации и высокими летними температурами (Рис. 1).

Наибольший объем данных по первичной продукции был получен для двух озер, контрастных по лимнологическим параметрам: Германовское и Игуменское (Рис. 3). Германовское озеро – мезотрофный (ИТС 50) полиацидный водоем с минимальной площадью зарастания. Структура фитопланктона здесь значительно отличалась от других водоемов. В течение летнего периода в планктоне доминировали хлорококковые и криптофитовые водоросли.

Игуменское озеро – эвтрофный (ИТС 60) нейтрально-щелочный водоем со значительным объемом гиполимниона. Это – относительно «глубокий» водоем с неблагоприятным кислородным режимом, частыми заморными явлениями в летний период. В планктоне постоянно присутствовали цианопрокариоты, в сезонной динамике наблюдался один пик вегетации фитопланктона – в июле или сентябре (Воякина [Voyakina] 2007, 2012).

В исследованных озерах распределение $A_{вал}$ в толще воды имело свои особенности. В оз. Германовское глубина нижней границы фотического слоя колебалась от 1.5 до 2.0 м, а в Игуменском – от 3.8 до 5.0 м. В этих озерах практически половина значений $A_{вал}$ – нулевые (48% в оз. Германовское и 51% в оз. Игуменское). Наиболее активно в обоих озерах фотосинтез идет на поверхности и в пределах слоя, соответствующего одной прозрачности. На других горизонтах скорость фотосинтеза значительно меньше, хотя иногда высокие значения $A_{вал}$ наблюдали также и в придонных горизонтах. Наибольший диапазон значений валового фотосинтеза отмечен в оз. Игуменское (0.0–4.3 мгO_2/(л сут).

Очевидно, что в этих озерах с четко выраженным гиполимнионом и температурной стратификацией в летний период слой с оптимальными условиями для фотосинтеза был очень небольшой.

При анализе межгодовой динамики в исследованных озерах было показано, что наиболее стабильными продукционные процессы были в оз. Германовское, наименее – в оз. Игуменское. Для этого водоема отмечены значительные колебания значений $A_{опт}$ за весь период исследования (Рис. 3).

Для анализа более полной картины продукционных процессов в этих двух озерах были рассчитаны величины скорости фотосинтеза под 1 м^2 ($\sum A$). Было показано, что в среднем по этому параметру озера различаются незначительно (0.28 гO_2/м^2 – для оз. Германовское и 0.26 гO_2/м^2 – для оз. Игуменское). В тоже время различные факторы определяют столь низкие значения $\sum A$ в этих озерах. В оз. Игуменское часть фотической зоны часто попадает на слой гиполимниона, где в летний период отмечают заморные явления и температура воды редко превышает 5.0 °С. В оз. Германовское объем фотической зоны также невелик из-за высокой цветности воды и низкой прозрачности, поэтому, несмотря на различную глубину в озерах, объем фотической зоны в них крайне мал, что и определяет такие невысокие значения скорости фотосинтеза под 1 м^2.

Для поиска взаимосвязи между $A_{опт}$ и лимнологическими параметрами были использованы значения за весь период исследования по всем озерам. Наиболее высокие положительные коэффициенты корреляции были получены между значениями pH и $A_{опт}$ (r=0.7 при n=640), т.е. чем ниже были значения pH, тем меньше значения $A_{опт}$. Скорость фотосинтеза лимитировалась как в ацидных озерах с постоянно низкими значениями pH (оз. Германовское, оз. Симняховское), так и в нейтральных озерах в годы с пониженными значениями pH.

Содержание различных видов хлорофиллов в озерах Валаамского архипелага значительно варьировало как от озера к озеру, так и в течение сезона. Показано, что в течение периода исследования в большинстве озер значительно разли-

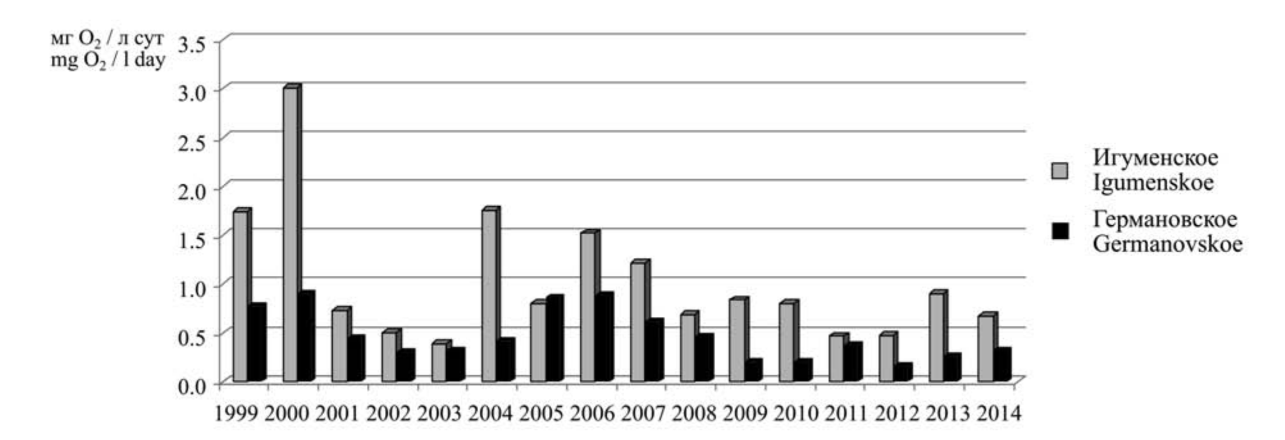


Рис. 3. Средние значения максимальной продукции ($A_{макс}$) в озерах Игуменское и Германовское.
Fig. 3. Average values of the maximum primary production (A_{max}) in Igumenskoe and Germanovskoe lakes.

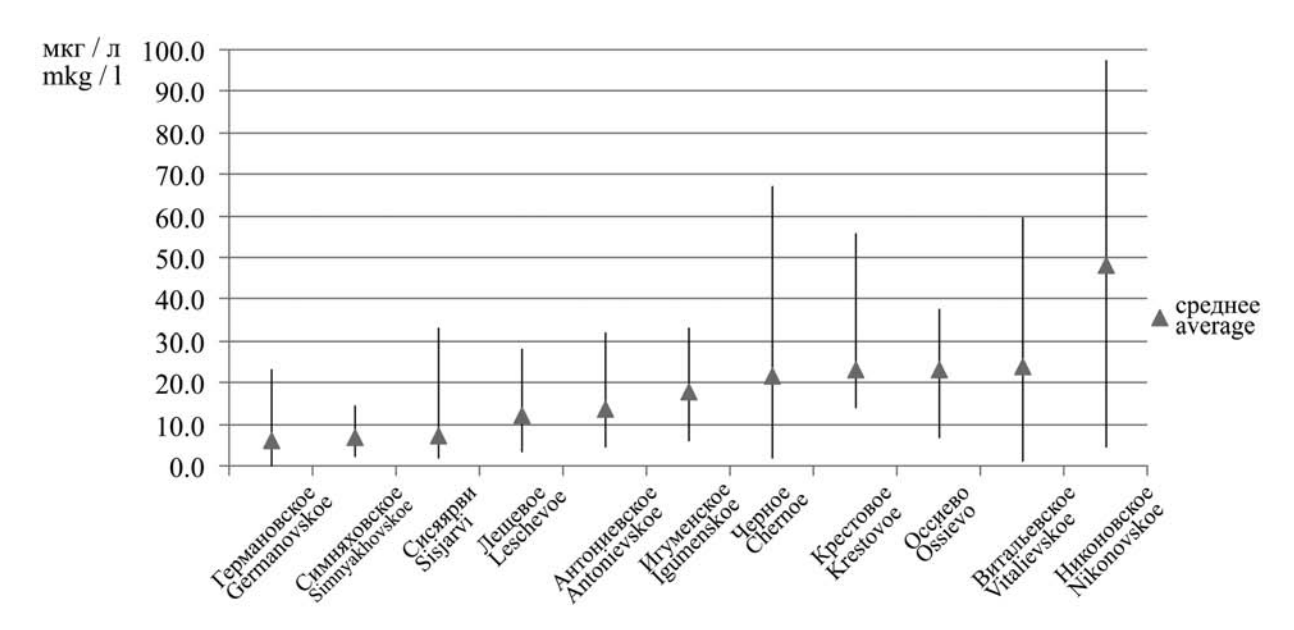


Рис. 4. Концентрация хлорофилла *a* (средние значения и разброс) в малых озерах Валаамского архипелага (2011–2014 гг.).
Fig. 4. Concentration of chlorophyll *a* (average values and dispersion) in small lakes of the Valaam archipelago (2011–2014).

чаются данные, полученные для поверхностных и интегральных проб, что, безусловно, связано с прогревом воды и температурной стратификацией. Наибольший диапазон значений хлорофилла *a* наблюдался в интегральных пробах (0.03–97.4 мкг/л) (Рис. 4). В целом для большинства озер низкие значения концентраций хлорофилла *a* наблюдали в июне, высокие – в августе.

По средним за период исследования значениям минимальные концентрации хлорофилла *a* наблюдали в полиацидном оз. Германовское, максимальные – в эвтрофном оз. Никоновское (Рис. 4).

Для всех изученных озер Валаамского архипелага по средним за сезон значениям $A_{опт}$ были рассчитаны индексы трофического состояния (ИТС) за весь период исследования. Большинство

озер относится к мезотрофным водоемам (ИТС 45–59). К мезотрофным озерам относятся как значительное по площади проточное оз. Сисяярви, так и малые озера с заболоченным водосбором (Германовское, Антониевское и Симняховское).

За период исследования отношение продукции к деструкции (A/R) в озерах варьировало от 0.47 до 1.15. В наибольшей степени скорость фотосинтеза превосходила деструкцию в полигумусном нейтральном оз. Витальевское, в наименьшей – в мезогумусном олигоацидном оз. Антониевское. В большинстве озер отношение A/R было меньше или равно 1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, для озер Валаамского архипелага, расположенных на небольшой территории (36 км^2), было выявлено высокое видовое богатство водорослей и цианопрокариот (306 видов и внутривидовых таксонов). Наибольшее число видов было характерно для зеленых, диатомовых, эвгленовых водорослей и цианопрокариот. Озера Валаамского архипелага различались по видовому составу, соотношению таксономических групп и уровню вегетации фитопланктона. Показатели обилия фитопланктона изменялись в широком диапазоне (численность варьировала от 0.1 до 676.6 млн. кл/л, биомасса – от 0.1 до 105.2 мг/л). В большинстве озер по численности доминировали цианопрокариоты, а по биомассе – рафидофитовые водоросли. Для хода сезонной динамики фитопланктона в озерах была отмечена значительная межгодовая вариабельность.

Для всех исследованных озер были выявлены широкие диапазоны как скорости фотосинтеза, так и показателей деструкции. Среднемноголетние значения $A_{макс}$ (1.14±0.08 мгO_2/л сут) и $R_{макс}$ (1.19±0.07 мгO_2/л сут) для всех озер были высокими. В большинстве случаев максимальные значения продукционно–деструкционных показателей отмечали в слое воды от поверхности до одной (двух) прозрачностей. При оценке влияния лимнологических параметров на продукционные процессы были получены достоверные корреляции с такими факторами, как температура и pH. Так, именно в ацидных озерах значения скорости фотосинтеза были минимальны. Наиболее высокие значения продукционных показателей наблюдали в озерах с отсутствием температурной стратификации и высоким летними температурами. За период исследования отношение A/R в озерах варьировало от 0.47 до 1.15. По индексу трофического состояния (ИТС) в большинстве своем озера Валаамского архипелага относятся к мезотрофным с чертами эвтрофии.

ЛИТЕРАТУРА

Alekin O.A., Semenov A.D. and Skopincev B.A. 1973. Guidelines for chemical analysis of surface waters. Leningrad, Gidrometeoizdat, 210 p. [In Russian].

Alimov A.F. 1989. Introduction to production hydrobiology. Gidrometeoizdat, Leningrad, 151 p. [In Russian].

Boulion V.V. 1987. Primary production and classification of lakes. In: Productional and hydrobiological studies of aquatic ecosystems. Nauka, Leningrad: 45–51 [In Russian].

Boulion V.V. 1993. Extracellular production of phytoplankton and its consumption of heterotrophic organisms. In: I.L. Pyrina (Ed.). The study of primary production of plankton inland waters. Gidrometeoizdat, St. Petersburg: 41–46. [In Russian].

Cole J.J., Likens G.E. and Strayer D.L. 1982. Photosynthetically produced dissolved organic carbon: An important carbon source for planktonic bacteria. *Limnology and Oceanography,* **27**(6): 1080–1090.

Izmestieva L.R., Kozhova O.M. and Shimaraeva S.V. 1992. The conjugation of the variability of the productive and destruction characteristics. In: O.M. Kozhova (Eds.) Monitoring of phytoplankton Novosibirsk: 99–103. [In Russian].

Guidelines for chemical analysis of surface waters. 1977. Gidrometeoizdat, Leningrad, 541 p. [In Russian].

Gutelmakher B.L. 1986. Metabolism of plankton as a whole: Trophic and metabolic interaction zoo- and phytoplankton. Nauka, Leningrad, 155 p. [In Russian].

HELCOM. 1988. Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the third stage; Part D. Biological Determinants: 27 p.

Iturriagab R. and Hoppe H.G. 1977. Observation of heterotrophic activity on photoassimilated organic matter. *Marine Biology*, **40**(2): 101–108.

Jeffrey S.W. and Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemie und Physiologie der Pflazen,* **167:** 191–194.

Kitaev S.P. 1984. Ecological bases of bio-productivity of lakes of different natural zones. Moscow., 207 p. [In Russian].

Levis A.M. and Dillon P.J. 1997. Colour-mass balances and color-dissolved organic carbon relationship in lakes and streams in central Ontario. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences,* **54**: 2789–2795.

Lorenzen C.F. 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, **12**: 343–346.

Padan E. and Cohen Y. 1982. Anoxygenic photosynthesis. In: Biologia of Cyanobacteria (Eds. Carr. N.G. and Whitton B.A.) Oxford: 215–236.

Stewart A.J. and Wetzel R.G. 1980. Asymetrical relationships between absorbance, fluorescence and dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, **26**: 590–597.

Voyakina E.Yu. 2007. Phytoplankton inland waters of the Valaam archipelago and coastal zone of Lake Ladoga. Ph D thesis. GosNIORH, Saint Petersburg, 22 p. [In Russian].

Voyakina E.Yu. 2012. Production and destruction processes in lakes of Valaam archipelago. "The organic matter and nutrients in inland waters and marine waters". Materials of 5th All–Russian Meeting with International Participation (10–14 September, Petrozavodsk) Karelia, Russia, Petrozavodsk: 229–232 [In Russian].

Winberg G.G. 1960. Primary production of reservoirs. Minsk, 329 p. [In Russian].

Представлена 30 марта 2016; принята 10 февраля 2017.